

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie



Petr Homolka

Obranné chování termitů a polyethismus při obraně kolonie

Termite behaviour and polyethisms during colony defence

Bakalářská práce

Vedoucí závěrečné práce/Školitel: Mgr. Jan Šobotník, Ph.D.

Praha, 2013

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval/a samostatně a že jsem uvedl/a všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 16.5.2013

Petr Homolka

Poděkování:

Rád bych na tomto místě poděkoval především svojí rodině za podporu mého studia a trpělivost s mými studijními zdary a nezdary. Dále děkuji svému školiteli Janu Šobotníkovi za nepřekonatelné množství trpělivosti.

Obsah

Abstrakt.....	5
1. Úvod.....	6
2. O termitech obecně.....	6
2.1. Systém termitů.....	6
2.2. Vznik a původ termitů.....	7
2.3. Rozšíření termitů.....	8
2.4. Terminologie a kasty.....	8
2.5. Typy vývoje.....	9
2.6. Potrava termitů.....	10
3. Kasta vojáka.....	12
4. Nepřátelé termitů.....	12
4.1. Obratlovci.....	12
4.2. Bezobratlí.....	13
5. Pasivní obrana - hnízdo.....	13
6. Rozpoznávání termitů a poplašné chování.....	16
7. Agnostické chování.....	17
8. Obrana zprostředovaná dělníky	18
9. Morfologické adaptace vojáků.....	20
10. Chemická obrana termitů.....	22
11. Obranné strategie.....	25
11.1. Poměr vojáků v kolonii.....	25
12. Polymorfismus a polyethismus při obraně kolonie (a sběrných družstev).....	26
13. Závěr.....	28
Seznam literatury:.....	29

Abstrakt

Má bakalářská práce se zabývá obrannými adaptacemi termitů, nejen u specializované kasty obránců, vojáků, ale i u členů dalších kast. Termiti jsou nejstarší skupinou sociálního hmyzu na planetě a jejich obranné systémy jsou vskutku impozantní. V práci se věnuji obecnému popisu obranných strategií, morfologickými, anatomickými a behaviorálními adaptacemi termitů k obraně i hlavními nepřáteli termitů. V závěru jsem se věnuji i polyethismu, který by měl být náplní mé budoucí práce.

Klíčová slova

Isoptera, obrana, voják, agonismus, frontální žláza, poplašné chování, polyethismus

Abstract

My bachelor thesis deals with the various defensive adaptations of termites, not only in specialized caste of defenders, the soldiers, but also in members of other castes. Termites are the eldest group of eusocial insects on the planet and their defence systems are indeed impressive. I tried to describe the defensive strategies in general, morphological, anatomical and behavioral adaptations of termites to defence, and also major termites enemies. At the end I also sum up the knowledge on polyethism, which should be the aim of my future thesis.

Key words

Isoptera, defence, soldier, agonism, frontal gland, alarm behaviour, polyethism

1. Úvod

Termiti jsou jednou ze skupin hmyzu, o které sice každý už někdy něco slyšel, nicméně to, jak vlastně vypadají, popřípadě jak zajímavý je vlastně jejich život zůstává drtivě většině lidí utajeno (ano, sám jsem nebyl výjimkou). Většině lidí si vzpomene pouze to, že termiti jsou škůdci dřeva podobní mravencům.

Ted' již vážně: Termiti jsou nejstarší eusociálním skupinou hmyzu, která vznikla uvnitř švábů se sesterským rodem *Cryptocercus* (Inward et al., 2007, Engel, 2011). Zjednodušeně můžeme říci že nejvýznamnější vlastností, která odlišuje termity od švábů je právě jejich eusocialita a všechny další znaky představují jen přizpůsobení k sociálnímu způsobu života. Je to především kasta vojáka představující autapomorfii celé skupiny, kterou lze nahlížet jako na jednu z řady adaptací k obraně bohatého zdroje potravy koncentrované do malého objemu v případě hnízda. Tato práce je tedy sepsána za účelem poskytnutí souhrnu morfologických, anatomických a behaviorálních adaptací vojáků i dalších kast termitů

2. O termitech obecně

2.1. Systém termitů

Termiti (Isoptera, všekazi) patří mezi polyneopterní řády hmyzu. Jsou součástí komplexu Dictyoptera (Deitz et al., 2003) a podle nejnovějších poznatků jsou vnitřní skupinou švábů (Blattaria) (Inward et al., 2007) a jsou řazeni v podobě nadčeledi (Lo et al., 2007). Engel (2011) by termity spolu se sesterskou čeledí Cryptocercidae rád zařadil do taxonomické skupiny Xylophagodea. Termiti jsou striktně herbivorní, jejich dieta je založena na celulóze a ligninu ve všech fázích dekompozice. V současné době je známo 9 čeledí - Mastotermitidae, Stolotermitidae, Archotermopsidae, Hodotermitidae, Kalotermitidae, Stylostermitidae, Rhinotermitidae, Serritermitidae a Termitidae (Engel et al., 2009) sdružujících necelé 3000 platně popsanych druhů (Ware et al., 2010), z nichž 85% náleží do čeledi Termitidae. Australská čeleď Mastotermitidae je sesterskou skupinou ostatních termitů a můžeme u ní stále najít řadu typicky švábích znaků (anální lobus křídla, vejce v ootékách; Nalepa a Lenz, 2000).

Hodotermitidae je skupina živící se především travinami v suchých oblastech starého světa (Engel et al., 2009). Archotermopsidae sdružuje dřevožravé termity s relativně primitivními znaky (sociálními i morfologickými), kteří byli odděleni z tradiční čeledi Termopsidae (Engel et al., 2009). Stolotermitidae je další čeleď, která vznikla rozštěpením původní čeledi Termopsidae. Jedná se o 2 rody (*Stolotermes*, *Porotermes*) s typicky Gondwanským rozšířením (Nový Zéland, Tasmánie, Austrálie, Jižní Afrika, jih Jižní Ameriky) (Ware et al., 2010). Čeleď Kalotermitidae je druhově bohatá skupina s kosmopolitním rozšířením. Jedná se o tzv. suchodřevní termity (dry-wood termites, *angl.*), kteří žijí typicky v suchých větvích na živých stromech (Eggleton, 2000). Další čeledi patří do monofyleické skupiny Neoisoptera (*sensu* Engel, 2009). Jedná se o čeleď: Stylotermitidae, která vznikla odštěpením ze skupiny Rhinotermitidae na základě přehodnocení příbuzenských vztahů (Engel, 2009). Rhinotermitidae jsou rovněž druhově bohatou skupinou široce rozšířenou v tropech, subtropích i mírném pásu. (Eggleton, 2000) Serritermitidae představují neobvyklou čeleď sdružující jihoamerické rody *Serritermes* a *Glossotermes* (Emerson a Krishna, 1975, Canello a De Souza 2004). A konečně Termitidae nejdiversifikovanější skupinu termitů, zahrnující většinu známých druhů termitů.

2.2. Vznik a původ termitů

Termiti jsou vůbec nejstarším eusociálním taxonem hmyzu s původem nejpozději na konci jury (Bordy et al., 2004). Nejstarší fosilní záznam (*Meiatermes*; Lacasa-Ruiz a Delclos, 1986) je datován do doby před zhruba 130 miliony lety. Nicméně ichnofosílie hnízd jakéhosi sociálního hmyzu (pravděpodobně termitů) pocházejí již z přelomu triasu a jury z jižní Afriky (Bordy et al., 2009). S největší pravděpodobností termiti vznikli na Pangee ještě před tím, než se rozdělila na Laurasii a Gondwanu. Následující evoluce jednotlivých skupin probíhala na oddělujících se kontinentech. Termiti nemají nijak oslnivé možnosti disperze přes překážky a tudíž je jejich rozšíření značně ovlivněno historií (Pearce, 1997).

2.3. Rozšíření termitů

Lokální i regionální druhová bohatost termitů je silně ovlivněna přírodními podmínkami-především teplotou, ale i dešťovými srážkami, typem vegetace a dalšími ekologickými faktory. V tropických nížinných lesích může druhová diversita dosahovat velmi úctyhodných hodnot (50-80 druhů na hektar). Směrem od desáté rovnoběžky diverzita rapidně klesá, na severní polokouli je úbytek diverzity znatelnější než na jižní (pravděpodobně důsledek zalednění; Eggleton, 2000). Druhová bohatost se různí podle podmínek, ovšem nejvyšší míry dosahuje v afrických tropických lesích (vůbec největší diverzita je v Kamerunu) (Eggleton, 2000). Tuto anomálii v rozložení druhové bohatosti bezesporu ovlivnila evoluční minulost termitů (fragmentace Pangey a omezené disperzní schopnosti jednotlivých taxonů). Ovšem za určitých podmínek jsou termiti schopni kolonizovat i ostrovy vzdálené od pevniny, a to pomocí plovoucích stromů (Williams, 1976), dokonce i Madagaskar (Nobre, 2010).

2.4. Terminologie a kasty

Termití vývoj začíná, nikoli překvapivě, vejcem, ze kterého se líhnou potravně závislé larvy (od 1 stádia u *Cryptotermes*, Korb 2007 po 6 stádií u *Mastotermes*, Roisin a Korb, 2011).

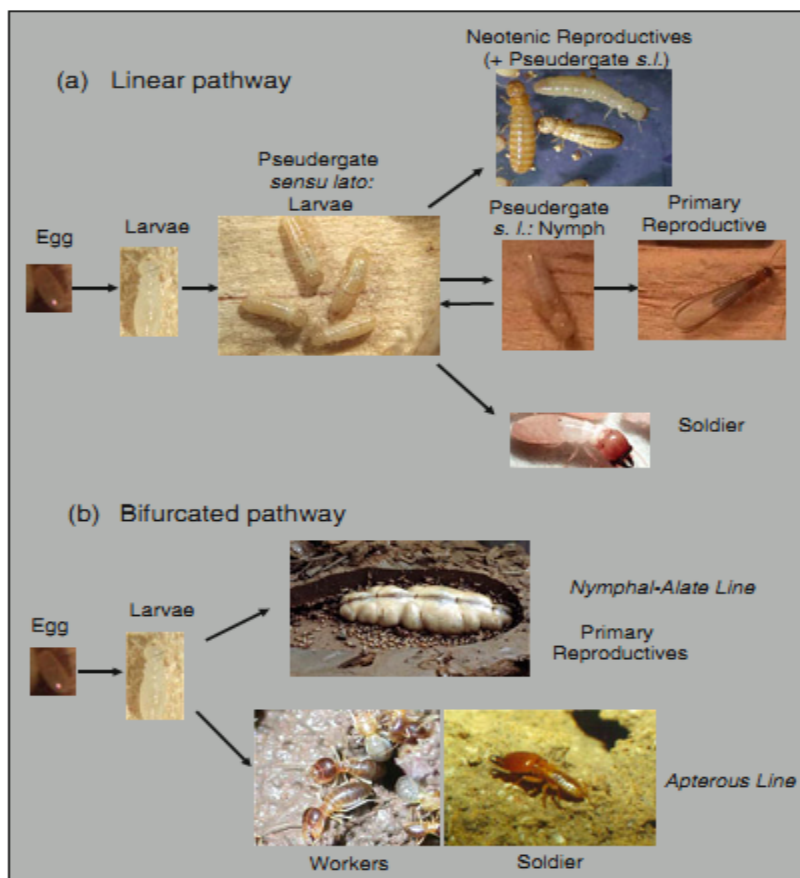
Pod pojmem nymfa se označuje jedinec s různým stupněm vývoje křídel (*de facto* brachypterní larva), zakončený okřídleným dospělcem. Za pravého dělníka se považuje jedinec, který v raném stádiu ontogeneze nevratně opouští imaginální vývojovou linii. Pseudergáti (nepraví dělníci) jsou jedinci, kteří dočasně a vratně opouštějí imaginální linii; vzniká buď stacionárním svlékáním larvy či zpětným (reverzním) svlékáním nymfy, jež ztrácí základy křídel a složených očí. Vojáci vznikají obvykle z dělníků či pseudergátů přes přechodné stádium předvojáka (*presoldier, angl.*), jež představuje krátkodobé nesklerotizované stádium morfologicky podobné vojákovi. Vojáci jsou terminálním instarem (ačkoliv jsou imaturní, tj. mají zachované prothorakální /molting, *angl.*/ žlázy) a jsou zpravidla sterilní. Imaga jsou pohlavní jedinci, kteří nesou plně vyvinutá křídla (alát), či jedinci, kteří křídla již odvrhli (dealát). Pohlavní jedince můžeme dělit na primární a sekundární. Primární jsou ti, kteří založili kolonii

po svatebním letu. Naopak sekundární pohlavní jedinci vznikají a rozmnožují se v již existující kolonii. Podle funkce je rozlišujeme na náhradní pohlavní jedince vznikající po smrti krále či královny a na doplňkové pohlavní jedince, kteří se rozmnožují zároveň s dalšími pohlavními jedinci. Dále se podle ontogeneze i anatomie dělí na adultoidní a neotenické sekundární pohlavní jedince. Adultoidi jsou alati, kteří odvrhli křídla a dále se množí v mateřské kolonii. Neotenici jsou nedospělí pohlavní jedinci; jedinec vyvíjející se z nymfy je označován jako nymfoid (brachypterní neotenik), jedinci vznikající z dělníků či pseudergátů jsou nazýváni ergatoidi (pseudergatoid, apterní neotenik), existují dokonce i reprodukční vojáci (u Archotermopsidae; Thorne et al., 2003). U termitů je potřeba brát v úvahu, že pojem kasta není shodný s tím, co představuje u jiných eusociálních skupin, neboť jedinec může v průběhu ontogeneze náležet k několika kastám (Thorne 1996).

2.5. Typy vývoje

Lineární ontogenický systém je primitivní, a vyznačuje se sledem larválních a později nymfálních instarů, s možnými odbočkami k vojáku, či neoteniku. Celkově je systém velmi flexibilní a umožňuje stacionární či reverzní svlékání. Nalezneme jej u čeledí Stolotermitidae, Archotermopsidae, Kalotermitidae a Serritermitidae a u primitivnějších zástupců Rhinotermitidae.

Větvený ontogenetický systém je mnohem rigidnější. Má dvě větve - apterní a nymfálně-alátní - odděluje tudíž sterilní kasty (pravý dělník, voják) od linie pohlavních jedinců. Vyskytuje se u čeledí Mastotermitidae, Hodotermitidae, Termitidae a odvozenějších zástupců Rhinotermitidae. (Roisin a Korb, 2011).



Obr. 1: Schémata vývojových linií termitů (převzato z Roisin a Korb, 2011).

2.6. Potrava termitů

Termiti se živí celulózo-ligninovými materiály, což v praxi znamená rostlinnou hmotu (obvykle odumřelou) v nejrůznějších fázích rozkladu. Ač je takováto dieta poměrně energeticky bohatá, je tvořena převážně polymery, které jsou obtížně stravitelné (Bignell, 2000). Termití dieta je sice dostatečně energeticky bohatá, nicméně termiti trpí nedostatkem některých prvků, především dusíku (Waller a La Fage, 1987). Dusík je ovšem zásadním biogenním prvkem a termiti si jej opatřují různými způsoby. Dřevožraví termiti mají specializované nitrifikační symbiotické bakterie ve střevě (Brune a Ohkuma, 2011); zdrojem dusíku mohou být i termiti samotní, jedná se tedy o kanibalismus, který je zcela běžný v případě eliminace starých či zemřelých jedinců, případně nadpočetných neoteniků (Dhanarajan, 1978; Sennepin, 1998; Rosenagus

a Traniello, 1997; vlastní pozorování). Na druhou stranu nedostatkem dusíku netrpí druhá potravně-ekologická skupina termitů, hlínožraví (soil-feeding, *angl.*) termity, jelikož s potravou přijímají kromě zbytků rostlinného materiálu i půdní mikroorganismy (Bignel, 2011).

Podle střevní mikrofauny jsou termity tradičně děleny na "nižší" a "vyšší". "Nižší" termity jsou xylofágní (Mastotermitidae, Archotermopsidae, Stolotermitidae, Kalotermitidae, Stylotermitidae, Rhinotermitidae, Serritermitidae), kromě čeledi Hodotermitidae (ta se živí bylinným materiálem, harvester termites, *angl.*)

a *Serritermes serrifer* (Serritermitidae, jediný inkvilín mezi "nižšími" termity; Canello a De Souza, 2004). "Vyšší" termity (Termitidae) mají mnohem širší spektrum potravy - suchá tráva, listy, dřevo od živého, až po značně rozložené, rostliny, houby, opad, mikroepifyty nebo humus (Donovan et al., 2001).

Střevní symbionty termitů lze rozdělit do čtyř skupin:

Bičíkovci se vyskytují pouze ve střevu „nižších“ termitů. Jedná se o zástupce skupin Parabasalia (Trichomonadida a Hypermastigida) a Oxymonadida (Okhuma a Brune, 2011).

Houby jsou zastoupeny symbiotickými basidiomycety rodu *Termitomyces*, jež si ve specializovaných houbových zahrádkách kultivují zástupci podčeledi Macrotermitinae (Termitidae) (Korb a Aanen, 2003). Dále jsou to kvasinky, které se běžně vyskytují ve střevech termitů, ale jejich funkce není prozkoumána (Šobotník, osobní sdělení)

Eubakterie a Archaea se vyskytují ve střevech všech termitů a rovněž ve specializovaných buňkách – mycetocytech (Bandi a Sacchi, 2000) u *Mastotermes* sp. „Vyšší termity“ přišli o svoje protozoální symbionty, dominantními symbionty jsou právě bakterie (Okhuma a Brune, 2011).

3. Kasta vojáka

Objevení zpravidla sterilní kasty vojáka je pro termity klíčové (Thorne et al., 2003). Objevila se u termitů monofyleticky a dříve, než sterilní dělníci (Noirot, 1990). Morfologicky se vojáci od ostatních členů kolonie výrazně odlišují, jsou více sklerotizovaní, mají zvětšené hlavy a další morfologické atributy, které je činí velmi snadno rozpoznatelnými (podrobněji dále v textu) (Prestwich, 1984). Ontogeneze vojáka je spojená se zvýšeným titrem juvenilního hormonu v hemolymfě (Hrdý et al., 2006). Hlavní rolí vojáků je obrana kolonie před nepřáteli, ať už predátory či konkurenčními termity (Haverty a Howard, 1981). U některých druhů (*Prorhinotermes* sp.) byla zaznamenána činnost vojáků při evakuaci vajíček (Hanus et al., 2005). Jedná se o kastu s redukováným trávicím traktem (často kvůli zvětšeným obranným žlázám) a kvůli zvětšeným mandibulám neschopnou samostatného příjmu potravy (Noirot, 1990).

4. Nepřátelé termitů

4.1. Obratlovci

Termiti se díky značné abundanci stali v oblastech svého rozšíření poměrně zásadním zdrojem potravy pro řadu více (např. řada savců) či méně specializovaných predátorů, patřících do mnoha skupin obratlovců (Deligne et al., 1981); pro nesespecializované predátory nastávají hody především v případě rojení termitů (Lepage, 1991). Termiti často slouží jako potrava pro primáty, zejména šimpanze (viz pověstné rybaření /fishing, *angl.*; Goodall, 1963) ale i člověka (Pearce, 1997). Termity se živí ježury (Tachyglossidae) (Griffiths et al., 1990) a mravencojedi (Myrmecobiidae) (Cooper a Withers, 2004) v Austrálii, v Americe se na pojídání termitů specializují pásovci (Dasypodidae) a mravenečníci (Myrmecophagidae) a v Africe jejich konvergentní protějšky, luskouni (Pholidota) a hrabáči (Orycteropodidae) (Redford a Dorea, 1984). K „termití“ (ve většině případů zároveň i mravenčí) dietě jsou uzpůsobeni i někteří masožravci, v Africe se jedná o psa ušatého (*Otocyon megalotis*) a hyenku hrivnatou

(*Proteles cristata*), v Asii o medvěda malajského (*Helarctos malayanus*) a medvěda pyskatého (*Melursus ursinus*) (Deligne et al., 1981). Nejvýznamnější predátorem který termity systematicky nepojídá je člověk (viz tzv. „pest management“; Pearce, 1997).

U rodu *Nasutitermes* je potvrzena obrana před predací některými mravenečnickými. Jedná se o druhy *N. corniger*, *N. nigriceps* a *N. costalis*, v pokusu předkládané mravenečnickovi rodu *Tamandua*. Vojáci sice nemůžou predátorovi nějakým způsobem ublížit mechanicky, nicméně látky, které produkují pro svojí obranu je činí hůře stravitelnými až nestravitelnými. (Lubin a Montgomery, 1981)

4.2. Bezobratlí

Termity se samozřejmě občas stanou potravou různých bezobratlých (Sheppe, 1970), ovšem mezi bezobratlými mají svého hlavního predátora, mravence, kteří dosáhli podobné ekologické dominance jako termity, nicméně na vyšší trofické úrovni a stali se dominantními bezobratlými predátory (Holldobler a Wilson, 1990). Slova o „osudovosti“ mravenců nelze brát na lehkou váhu - všichni ostatní predátoři mohou kolonii poškodit, ovšem málokdy ji zničí zcela - ne tak mravenci kteří dokážou vyhladit celou kolonii (*Dorylus* sp., Darlington, 1985). Mezi mravenci je na lov termitů specializovaná podčeleď Ponerinae (Dejean a Fenerón, 1999). Jedním příkladem za všechny budiž druh *Pachycondyla commutata*, lovcí termity rodu *Syntermes*. Ten napadá sběrná družstva (foraging parties, *angl.*) termitů a to zejména při rozednávání a soumraku – chvílích, kdy se obrana kolem sběrného družstva buď formuje, nebo rozpouští (Mill, 1984). Evropský druh *Hypoponera eduardi* dokonce disponuje chemickými mimikrami (Lemaire et al., 1987)

5. Pasivní obrana - hnízdo

Pasivní obranou rozumíme skrytý způsob života tedy hnízda a jejich umístění, skryté galerie, ve kterých se termity pohybují, atp. Popis aktivních obranných mechanismů se line jako červená nit celou mou prací a proto jsem mu nevyhradil speciální kapitolu. Zásadní pasivní obrannou strukturou je už jen samotné hnízdo. Hnízda můžeme dělit podle potravních strategií termitů. a) Systém chodbiček vykousaných v tvrdém, suchém dřevě, které slouží za úkryt i výlučný zdroj potravy (tzv. drywood termites, *angl.*); tento

typ hnízdní strategie nalezneme u Kalotermitidae. b) Systém chodeb v měkkém, rozkládajícím se dřevě ve kterém i žijí (tzv. dampwood termites, *angl.*); touto strategií se vyznačuje čeleď Archotermopsidae a někteří zástupci Rhinotermitidae. c) Systém chodem ve dřevě s galeriemi v půdě, nebo na povrchu. Termiti konzumují i další zdroje dřeva, než samo hnízdo. (tzv. Intermediate termites, *angl.*); jedná se o čeledi Mastotermitidae, některé zástupce Kalotermitidae, většinu čeledi Rhinotermitidae, a některé zástupce Termitidae. d) Systém chodeb v živých kmenech stromů s krytými galeriemi ve větvích. Galerie vedou ke zdrojům potravy, které jsou od hnízda kompletně odděleny. (tzv. arboreal termites, *angl.*); Sem patří nemálo zástupců čeledi Termitidae. e) Termiti mající podpovrchová a/nebo podzemní hnízda. Z nich opět vedou galerie ke vnějším, od hnízda odděleným zdrojům potravy (subterrenean termites, *angl.*); Mezi „podzemní“ termity patří čeleď Hodotermitidae, Serritermitidae, někteří zástupci Rhinotermitidae a mnozí zástupci Termitidae. f) Humusem se živící termiti, kteří mají opět podpovrchová/podzemní hnízda s galeriemi vedoucími ke zdrojům potravy. I sem se počítají mnozí zástupci čeledi Termitidae. Z těchto potravních strategií se dají odvodit tři typy strategií hnízdních: jednodílné hnízdo (single-site, *angl.*), vícedílné hnízdo (multiple-site, *angl.*) a hnízdo centrální (central-site, *angl.*). Single-site nesters „žijí v jídle“ - kus dřeva, ve kterém žijí je jim zároveň zdrojem potravy. Multiple a central-site nesters už si svoje příbytky nekonzumují. Central-site nesters se vyznačují intenzivním využíváním sběrných družstev . (Shellman-Reeve, 1997). Multiple-site nesting je spojeno se vznikem kasty pravých dělníků (Korb, 2008); single-site nesters pravé dělníky nikdy nemají. (Abe, 1987). Centralizované hnízdo, které se objevuje u central-site nesters (Hodotermitidae, někt. Rhinotermitidae, Termitidae; Eggleton, 2011) je se zdroji potravy propojeno složitým systémem podzemních, pozemních a/nebo nadzemních galerií.

Hnízda se dají dělit i podle umístění. Podzemní hnízda jsou často zjednodušena pouze na soustavu podzemních galerií, někdy soustředěnou kolem zpevněné královské komůrky. Epigeální hnízda mají takřka vždy podzemní část. a na povrchu mají nástavbu (mound, *angl.*). Posledním typem jsou hnízda stromová hnízda , která jsou ovšem stále pravděpodobně s zakládána pod zemí a po jisté době se kolonie na strom přestěhuje (Noirot a Darlington, 2000). Galerie se (mimo hnízdo a nejbližší okolí) nevyskytují u termitů lišejníkožravých (např. *Constrictotermes*, *Hospitalitermes*), opadožravých

(*Syntermes*, *Ruptitermes*) a spásačů (harvester termites, *angl.*) (*Hodotermes*, *Ancanthotermes*).

Ovšem, ... ať je hnízdo jakékoliv, vždy je v něm alespoň nějaká struktura, která může plnit obrannou funkci. Hnízda mají komory a galerie vyztužené kompaktním materiálem, který je obecně směsí slin, rozžvýkané potravy, výkalů a anorganického materiálu v různých proporcích podle druhu a funkce dané části hnízda (fotografie *Cornitermes cumulans*). Pokud je přítomna vnější stěna, tak je kompaktní a má velice málo průchozích míst, existují ovšem výjimky s měkkými papírovitými stěnami, kde je třeba dostat ven co nejvíce vojáků (př. *Nasutitermes*) (Noirot a Darlington, 2000). Ultimátní obrannou strukturou je potom královská komůrka (je-li přítomna), kde



Obr. 2: Průřez hnízdem *Cornitermes cumulans*
(Termitidae: Syntermitinae) (s povolením J. Šobotníka).

se skrývá královský pár (Noirot a Darlington, 2000). Někteří termiti jsou svým obranným strukturám velice dobře přizpůsobeny. Jedná se o zploštělé rody *Termitogeton* (Rhinotermitidae) a *Planicapritermes* (Termitidae). (Bourguignon a Roisin, 2011 ; Constantino 1998)

6. Rozpoznávání termitů a poplašné chování

Vzhledem k tomu, že termiti žijí naprostou většinu svého života ve tmě, mají omezené zrakové vjemy a tudíž jsou odkázáni na jiné způsoby komunikace, především chemickou, taktilní a vibrační.

Základní komunikací mezi soudruhy (nestmates, *angl.*) je taktilní komunikace, z níž nejčastější je antenace sloužící k ověření identity oponenta pomocí specifického profilu rekogničních faktorů, kutikulárních lipidů (Blomquist a Howard, 2005). Rozdíly ve složení látek tvořících směs rekogničních faktorů mezi koloniemi jsou pouze kvantitativní, leč stále dostatečné pro spuštění vnitrodruhové agrese (Blomquist a Howard, 2005). Jelikož jsou uhlovodíky konečnými produkty *de novo* biosyntézy v tělech termitů - rozdíly na všech úrovních (intrakoloniální, interkoloniální, regionální, mezidruhový...) jsou pravděpodobně genetické povahy. Dědičnost byla prokázána i experimentálně - dlouhodobým pokusem s křížením potomstva několika hnízd rodu *Microcerotermes arboreus* a agresivními testy mezi koloniemi lišícími se mírou příbuznosti (Adams 1991). Manipulací s uhlovodíkovými vrstvami kutikuly (dělníci zbaveni vlastních a impregnování cizími uhlovodíky, a poté vystavování vlastním i cizím dělníkům) byla role uhlovodíků potvrzena u *Coptotermes formosanus* vs. *Reticulitermes sepeperatus* (Takahashi a Gassa, 1995).

V případě setkání s vlastním dělníkem vojáci obou druhů předvedli krátkou antenaci při prvním setkání. V případě, že narazili na dělníka nepřátelského druhu došlo zároveň s antenací k rozevření mandibul. Heterospecifičtí dělníci byli následně zabiti. Nicméně, vojáci se nechovali agresivně vůči zabitým dělníkům. V případě, že narazili na dělníka vlastního druhu, ošetřeného extraktem kutikulárních uhlovodíků dělníka nepřátelského, došlo k prudké agresivní reakci. Naopak v případě střetnutí s heterospecifickým dělníkem ošetřeným extraktem z vlastních dělníků docházelo pouze k velice mírné reakci

Vibrační komunikace je mezi termity běžně rozšířena a běžně ji používají všechny studované druhy (Stuart, 1963; Howse, 1964, 1965; Kirchner et al. 1994). Vibrace jsou vnímány subgenuálním orgánem na tibiích (Howse, 1964). Vibrační komunikace slouží zejména k vyjádření „vzrušení“ a jako poplašná komunikace (Maistrello a Sbrenna,

1996). Tato komunikace funguje tak, že voják (či dělník) tluče hlavou (či abdomenem) nahoru a dolů a vibrace nesené substrátem aktivují další vojáky v okolí a zároveň motivují dělníky k útěku. Jedná se o nespecifický signál - termiti takto reagují na každou disturbance. Není až takovým překvapením, že vibračním poplachem se varují i nejbližší příbuzní termitů – švábi rodu *Cryptocercus* (Bell et al., 2007). Druhým typem poplachu je specifický poplach, jež vzniká drobnou disturbance na kterou dělník reaguje útekem spojeným s položením speciální pachové stopy až k vojákově, který sleduje stopu zpět ke zdroji disturbance (Connétable et al. 1999). Dalším způsobem šíření poplachu jsou poplašné feromony. Jedná se o těkavé nepolární produkty frontální žlázy (Šobotník et al. 2010a), ovšem nemusí se nezbytně jednat o dominantní obrannou látku (Šobotník et al. 2008a). Ačkoliv jsou tyto feromony poměrně běžné, zůstává jich identifikováno jen několik (Šobotník et al. 2010a).

7. Agnostické chování

Termiti jsou často sami sobě za nepřátele. V přírodě se agonisticky (vzájemně agresivně) střetávají kolonie soupeřící o tytéž potravní zdroje. Základem pro tuto interakci je rozeznat vlastní jedince od jedinců cizích, protože pouze genetickými příbuzní jedinci by měli být příjemci altruistické pomoci poskytované dělníky, či vojáky (Kaib et al., 2004; Thorne et al., 2003). Experimentálně bylo mnohokrát ověřeno, že na sebe agresivně reagují jak sympatrické, vzájemně kompetující druhy, ale i druhy které obývají odlišné niky i druhy allopatrické (Thorne a Haverty, 1991).

Agonistické chování probíhá v postatě při všech běžných činnostech termitů: mezi sběrnými družstvy a v podzemních částech přímo sousedících hnízd, mezi koloniemi – speciálně u one-piece nesters i mezi populacemi, kompetujícími o okupaci centralizovaného hnízda. (Sands, 1982; Thorne a Haverty, 1991; Thorne et al., 2003; Buschini a Leonardo 2001). Agresivní interakce mohou vést i ke zničení kolonie, jak bylo pozorováno např. při mezidruhových interakcích mezi *Microcerotermes biroi*, *Nasutitermes princeps* a *Nasutitermes novaehebridarum* (Leponce et al., 1996).

V některých případech se mohou vzájemně kompetující druhy ignorovat, pakliže jeden druh ve vzájemné konfrontaci dominuje nad druhým, jako například mezi relativně velkým *Hodotermes mossambicus* a spíše drobným *Trinervitermes trinervoides* sdílející niku spásáčů travin – nicméně pokud byli jedinci *Trinervitermes* v rámci pokusu

donucení vstoupit na území větších sousedů, neměl jejich život dlouhého trvání (Nel, 1968).

Agonistické chování může být ovlivněno vnějšími podmínkami (roční období, teplota, vlhkost etc.). Toto bylo prokázáno například na druhu *Reticulitermes*, kde byli termiti agresivnější v suchu a v zimě (Clément, 1986). Mezi některými koloniemi nemusí k agonistickému chování docházet vůbec (*Coptotermes formosanus*, Su a Haverty, 1991; *Nasutitermes acajutlae*, Fuller et al., 2004). Tyto situace jsou však většinou výjimkou potvrzující pravidlo, způsobenou blízkou příbuzností či životem na nejzazším okraji areálu rozšíření (Thorne a Haverty, 1991; Šobotník et al., 2008b). Intenzita agresivní interakce záleží také na kastách, které se střetávají. U rodu *Zootermopsis* existují tři různé fenotypy kutikulárních uhlovodíků – ty závisí na geografické distribuci a tím souvisejícími rozdíly v potravě. Nicméně v případě, že různé kolonie tohoto termita obývají jeden kmen/kládu a jedná se o omezené zdroje, jsou schopné se navzájem tolerovat a zcela pasivně se míjejí. Neplatí to ovšem pro pohlavní jedince (Thorne a Haverty 1989). Dalším případem tolerantního chování je fúze kolonií u *Reticulitermes*, kde záleží na podílu nymfálních jedinců. V případě, že je jejich počet nižší, než určitá mez, kolonie jsou schopny fúze (Matsuura a Nishida, 2001).

8. Obrana zprostředovaná dělníky

Jakkoliv hrají mezi aktivními obrannými mechanismy prim vojáci, role dělníků v obraně by neměla být podceňována. Ačkoliv má většina dělníků při napadení tendence prchat, stále mohou používat svoje mandibuly, které jsou účinné jak proti mravencům (Eisner et al., 1976), tak proti jiným termitům (Thorne a Haverty, 1991). Ovšem hlavním příspěvkem dělníků do obrany je jejich schopnost stavět a opravovat pasivní obranné struktury (Noirot a Darlington, 2000). Některé instary dělníků *Nasutitermes costalis* jsou k opravám, či rozšiřování hnízd přímo určené – malí dělníci druhého instaru jsou nejaktivnějšími staviteli (jako jednotlivci, při nižších počtech jsou malí vojáci prvního a velcí vojáci třetího aktivnější), zatímco velcí dělníci třetího instaru jsou nejaktivnější v očištění ostatních (Jones, 1979, 1980). Dělníci při opravách, tentokrát na základě stáří dělníka byla zaznamenána u *Nasutitermes exitiosus* – zde se opravám věnují nejstarší dělníci (McMahan, 1977), stejně je na tom ještě například

rod *Drepanotermes* (Watson a McMahan, 1978). – malí dělníci druhého instaru jsou nejaktivnějšími staviteli (jako jednotlivci, při nižších počtech jsou malí vojáci prvního a velcí vojáci třetího aktivnější), zatímco velcí dělníci třetího instaru jsou nejaktivnější v očištění ostatních (Jones, 1979, 1980). Dalším druhem termitů, kde mají specializované „stavitele“ je *Coptotermes heimi*, zde jsou malí dělníci samci a jsou zodpovědní za stavební úpravy hnízda, zatímco velcí dělníci jsou samice a podílejí se na činnostech mimo hnízdo (Pajni a Arora, 1990). Druh *Macrotermes michaelseni* je na tom podobně, pouze role pohlaví jsou opačné. (Okot-Kotber, 1981). Dělníci dokonce často uzavírají vstupy do hnízda bez ohledu na vlastní vojáky mimo hnízdo, např. u *Macrotermes bellicosus* po proražení vnější zdi vyrazí k průlomu (na povrch) mnoho velkých vojáků, zároveň se utvoří druhá obranná linie z četných malých dělníků, kteří se snaží opravit vzniklou díru. V případě, že útok pokračuje, soustředí se obrana na jádro hnízda a vojáci se soustředí na fragmotickou obranu (viz dále v textu) (Noirot a Darlington, 2000). U druhů, jejichž vojáci spoléhají především na chemickou obranu (typicky Termitidae: Nasutitermitinae) jsou dělníci odpovědní za vnitrodruhovou agresi (Thorne, 1982). V případě druhu *Hodotermes mossambicus* nejsou ve sběrných družstvech přítomni vojáci a dělníci se účinně brání sami (Nel, 1968).

Hlínožraví termiti mají nižší zastoupení vojáků v kolonii ve srovnání s dřevožravými příbuznými (viz. Haverty 1977), k naprosté ztrátě vojáků došlo několikrát ve dvou podčeledech Termitidae (Apicotermatinae: *Anoplotermes*-group, Termitinae: *Prohamitermes*, *Orientotermes* a *Invasitermes*; Ahmad, 1976; Miller, 1984). Procento termitů, kteří přišly o vojáky není nijak malé, jedná se až o třetinu celkové druhové bohatosti termitů. Jistým problémem je, že tyto rody byly relativně dlouho zanedbávány právě díky absenci vojáků a tudíž pracnějšímu určování pomocí znaků u dělníků (Bourguignon et al., 2010). Díky nízké proporci (či absenci) vojáků si tyto rody musely vyvinout jiné obranné strategie: kryptický způsob života, defekace na protivníka (*Skattitermes*, Coaton, 1971; *Adaiphrotermes*, Sands, 1982), sebeobětování skrze prasknutí tělní stěny (dehiscence, autothysse), často doplněné o produkty některé ze žláz s chemickou sekrecí (Sands, 1982; Mill 1984; Šobotník et al. 2012). U termita *Neocapritermes taracua* se přednostně obětují staří dělníci, takže kromě obrany zprostředkované dělníkem se tu navíc jedná o věkový polyetismus. Dělníkům se s věkem opotřebovávají mandibuly, zato se jim v kapsách na zádech vytvoří modré

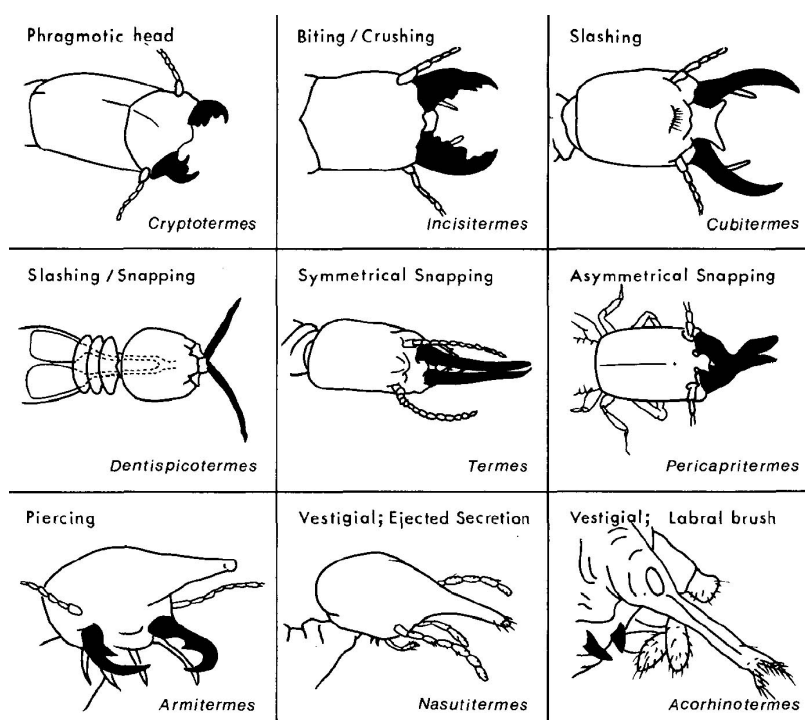
krystaly obranného metaloproteinu. V případě kontaktu s dělníky *Embiratermes neotenius* „explodují“ jakmile jsou vážně poraněni a modré krystaly se rozpouští ve vytlačené hemolymfě, kde reagují se sekrecí labiálních žláz. Výsledný produkt je značně toxický (Šobotník et al., 2012). Aktivní obrany hnízda se ale neúčastní pouze dělníci termitů druhů bez vojáků, či vyspělých druhů s vojáky „nasutý“. Aktivní obrana byla zaznamenána i u druhu *Hodotermopsis sjostedti*, kdy při odstranění vojáků prokazovali dělníci agresivní chování. Agresivita se ještě zvýšila po spárování pseudegrátů s neoteniky. (Ishikawa a Miura, 2012)

9. Morfologické adaptace vojáků

Vojáci termitů se v průběhu evoluce rozvinuli v řadu různých a velice odlišných forem. Společnou adaptací k obraně je více sklerotizovaná kutikula. Vojáky můžeme rozdělovat podle morfologie hlavy na několik hlavních skupin podle způsobů jejich obrany:

Fragmotičtí (phragmotic, *angl.*): Disponují válcovitou, silně sklerotizovanou hlavou a zkrácenými mandibulami. Tito vojáci ucpávají v případě potřeby napadené galerie v kolonii. Typickým zástupcem tohoto typu vojáka je rod *Cryptotermes* (Kalotermitidae), ovšem vojáci tohoto typu existují i u "vyšších" termitů, zejména hlínožravých (*Cubitermes*, *Noditermes*, Deligne a Pasteels, 1982; *Cephalotermes*, Deligne a Pasteels, 1982).

Drtící (crushing, *angl.*): Tento typ mandibul se vyskytuje jen u primitivních čeledí "nižších" termitů. Mandibuly jsou zoubkované a robustní, podobné prodlouženým mandibulám dělníků, ale obdařené mnohem silnějším svalstvem.. Samotní vojáci jsou málo početní, neohrabaní a často rovněž phragmotičtí (Prestwich, 1984).



Obr. 3: Schémata vývojových linií termitů (převzato z Prestwich, 1984).

Sekací (slashing, *angl.*; případně párací, reaping, *angl.*, Mill, 1982): Jsou nejběžnějším typem mandibul, který se vyskytuje u většiny zástupců Rhinotermitidae a Termitidae. K jejich pohybu je třeba mnohem méně svaloviny, jsou štíhlejší, delší, mají větší úhlovou pohyblivost a často se vzájemně překřížují. Obvykle jsou doplněny chemickou obranou (Deligne et al., 1981).

Probodávací (piercing, *angl.*, Mill, 1982): Mandibuly jsou hákovitě zahnuté s výraznými hroty. Vyskytují se především v rámci Termitidae (Termitinae: *Amitermes*, Syntermitinae: *Armitermes*, *Embiratermes*, *Rhynchotermes*). Funkcí těchto mandibul je především ukotvení vojáka na tělo oponenta, jež prodlužuje dobu po kterou může voják vylučovat sekrety obranných žláz do rány. Podobným způsobem fungují i mandibuly dalších termitů, které jsou sice zubaté a fungují jako drtící mandibuly, ale zároveň slouží k ukotvení do těla oběti např. velcí vojáci Rhinotermitidae: Rhinotermitinae: *Rhinotermes*, *Dolichorhinotermes*; Termitidae: Syntermitinae: *Syntermes*; Deligne et al., 1981; Trainiello et al., 1983; Šobotník, osobní sdělení).

Rudimentární (vestigial, *angl.*) mandibuly se v evoluci termitů objevily dvakrát nezávisle na sobě, a to u Termitidae: Nasutitermitinae (tzv. nasutní vojáci, nasuti), pro něž jsou hlavní obranou lepivé a iritanti sekrety frontální žlázy, a u malých vojáků Rhinotermitidae: Rhinotermitinae (tzv. nasutoidi), u nichž jsou toxické sekrety natírány na nepřítele pomocí labrálního štětečku (Prestwich, 1982).

Luskací (snapping, *angl.*) mandibuly se vyskytují pouze u Termitidae: Termitinae, a jsou buď symetrické (*Termes*, *Inquilinitermes*, *Cavitermes*) nebo asymetrické (*Capritermes*, *Pericapritermes*, *Neocapritermes*, *Planicapritermes*). Principem funkce luskacích mandibul je kumulace elastické energie, jež je jednorázově uvolněna, když levá přeskočí přes pravou a udeří nepřítele. Síla úderu je dostatečná pro zabít protivníka z řad termitů či knock-outování mravence na poměrně dlouhou dobu (Seid et al., 2008). Krom jiného jsou díky svojí primární funkci dost dlouhé na to, aby si voják udržel nepřítele dostatečně od těla a kousat se s nimi dá také. (Šobotník, osobní sdělení)

10. Chemická obrana termitů

Termiti ke své obraně používají tři žlázy - frontální, labrální a labiální. Zatímco labiální žlázy patří k nejběžnějším žlázám hmyzu a acinózní struktura je shodná napříč Polyneoptera (Šobotník a Weyda 2003), ostatní dvě žlázy se vyskytují pouze u termitů (Noirot 1969, Deligne et al., 1981, Quennedey 1984).

Labiální (slinné) žlázy jsou přítomné u všech termitů a u všech jejich kast a vývojových stádií (Noirot, 1969; Billen et al., 1989; Šobotník a Weyda, 2003). Sekrety žláz dělníků se podílí na trávení, obsahují feromon značící potravní zdroje (food-marking pheromone, *angl.*) jež je svou chemickou podstatou hydrochinon (Reinhard et al., 2002), slouží jako potrava pro krmení závislých kast, sliny jsou rovněž používány jako cement a po smíchání s dalšími materiály slouží jako stavební materiál (Noirot, 1969; Tokuda et al., 2002; Fujita et al., 2008). Vojáci produkují v labiálních žlázách obranné látky. U některých taxonů (*Mastotermes*, Macrotermitinae) jsou žlázy hypertrofované, s rezervoáry zasahujícími do zadečku (Quennedey, 1984). Sekret je uvolňován při boji

mezi jedinci z úst a kromě toxického efektu protivníka rovněž zalepí a znehybní. Vojáci Macroterminae mají často mandibuly zanořené do těla protivníka a pumpují zadečkem, aby dostali do rány více sekrece (Maschwitz et al., 1972). Ovšem nejenom druhy se zvětšenými vojenskými labiálními žlazami ji využívají k obraně, recentní studie prokázala přítomnost obranných látek v extraktech labiálních žláz napříč všemi termity (Sillam-Dussés et al., 2012). Mimo to, labiální žlázu k obraně využívají i dělníci některých bezvojákatých (soldierless, *angl.*) termitů (Sands, 1982). Nejčastějšími obrannými látkami z labiálních žláz jsou chinony (Moore, 1968; Maschwitz et al., 1972; Wood et al., 1975). Další látky už jsou velmi různorodé - jmenovitě ancistrodial, ancistrofuran, cavidial, toluen, a-cyclogeraniolen, b-cyclogeraniolen u *Ancistrotermes* (Evans et al., 1979). Další z možných látek jsou makrocyclické laktony u druhu *Pseudacanthotermes spiniger* (Plasman et al., 1999). Labiální žlázy jsou potvrzeny u *Macrotermes bellicosus* (Quennedey, 1984) a *Glossotermes* (Šobotník et al., 2010c), jejich existence je ale předpokládána i u řady dalších Macrotermitinae a Syntermitinae (Termitidae) (Quennedey, 1984). Bohužel o chemismu jejich sekrece se nic neví (Šobotník et al., 2010a).

Frontální žláza u vojáků termitů je bezpochyby jedním z nejstudovanějších termitích orgánů. Jedná se o apomorfii nejpokročilejších čeledí Rhinotermitidae, Serritermitidae a Termitidae (Noirot, 1969; Prestwich a Collins, 1982; Quennedey, 1984). Její přítomnost u vojáků je notoricky známá, nicméně může se vyskytovat i u jiných kast, u předvojáků (Prestwich, 1984; Lelis and Everaerts, 1993; Bordereau et al., 1997; Šobotník et al., 2004), imag (Noirot, 1969; Šobotník et al., 2004; Piskorski et al., 2009), dokonce i u dělníků (Šobotník et al., 2010d). Ultrastruktura žlázy byla studovaná u většiny důležitých vývojových linií (Quennedey, 1984; Costa-Leonardo, 1998; Šobotník et al., 2010d). Frontální žláza je vakovitý orgán ústící fontanelou na čele jedince (fontanela, frontální pór). Co se ultrastruktury týče, univerzálním rysem je přítomnost sekrečních buněk třídy 1 (*sensu* Noirot a Quennedey, 1974), v sekretorickém epitelu se vyskytují i buňky 3. třídy (Quennedey, 1984; Šobotník et al. 2010c). U čeledi Termitidae je frontální žláza omezena většinou do hlavové kapsle, až na některé výjimky jako je rod *Globitermes* (Bordereau et al., 1997). Aplikace látek produkovaných frontální žlázou probíhá: i) kousáním a zároveň uvolňováním sekretu,

ii) natíráním labrálním kartáčkem anebo iii) stříkání sekrece na delší vzdálenosti (Qennedey, 1984). Čtvrtým způsobem distribuce produkce frontální žlázy je pak autothýza vojáka (*Serritermes*, *Globitermes*) (Costa-Leonardo a Kityama 1991; Šobotník et al. 2010d). Relativně největší žlázu mají čeledi Rhinoteritidae a Serritermitidae, kde zasahuje hluboko do zadečku. Produkce žlázy může tvořit i přes třetinu živé váhy vojáka (*Coptotermes formosanus*, Waller a La Fage, 1987). Zejména pak u Rhinotermitidů dosahuje podíl produkce frontální žlázy na hmostnosti značně vysokých čísel - až 50 % u malých vojáků podčeledi Rhinotermitinae (Prestwich a Collins, 1982).

Co se funkce týče, můžeme si produkty frontální žlázy rozdělit na (Prestwich, 1984):

1. Kontaktní jedy jsou typické pro Rhinotermitidae. Ačkoliv jsou toxické, stávají se neúčinnými proti stejnému druhu kvůli přítomnosti autodetoxifikačních mechanismů (Spanton a Prestwich, 1981). Malí vojáci vývojově pokročilých zástupců čeledi aplikují jedy prostřednictvím labrálního kartáčku. Druh *Prorhinotermes* disponuje unikátní dusíkatou obrannou látkou [(E)-1-nitropentadec-1-en, Piskorski et al., 2007].
2. Lepidla - Dělí se na dva druhy - tvárná a netvárná. Netvárnými se rozumí lepidla z labiálních žláz a lepidla autothických vojáků. Netvárná proto, že na vzduchu tuhnou a po zatuhnutí už s nimi moc neuděláme. Naopak lepidla tvárná jsou po přidání rozpouštědla opět „funkční“. Tato vyspělejší lepidla jsou výdobytkem skupiny Nasutermitinae - ta je také nejbohatším zdrojem monoterpenů mezi hmyzem (Deligne et al., 1981).
3. Repelenty a iritanty jsou těkavé látky, které odpuzují útočníky ačkoliv postrádají toxický efekt. U mravenců vedou často k dlouhodobému škrábání a čištění (Prestwich, 1979).
4. Protihojivé látky jsou popsány u různých zástupců rodu *Macrotermes*, u kterého se dostávají do ran způsobených mandibulami a zabraňují zacelení rány (Prestwich, 1979)
5. Fungicidní látky se vyskytují např. u *Nasutitermes acajutlae*, *N. costalis*

a *N.nigriceps*, kde byla prokázána inhibice růstu patogenních hub frontální sekrecí (Fuller, 2007; Rosengaus et al., 2000)

6. alarm feromony (viz jinde)

11. Obranné strategie

Zkombinováním třech obranných faktorů - vojáků, stavby hnízda a dělníků - vzniká obranná strategie. Možné jsou v podstatě dvě - mobilní a statická (Deligne a Pasteels, 1982). Mobilní se vyznačuje velkým množstvím menších vojáků, naopak statická spoléhá na menší počet velkých vojáků, kteří jsou schopni hájit jednotlivé galerie. Typická ukázka mobilní obrany je obrana rodu *Nasutitermes*, kteří na útok reagují protiútokem. Naopak obrana statická se spoléhá na blokování tunelů a rychlou snahu ucpat díru v obraně, zde je ideálním případem rod *Microcerotermes* a dále také rody bez vojáků (tedy převážně rody živící se humusem), případně single-site nesters. (Deligne et al., 1981) U druhu *Reticulitermes speratus* byl také potvrzen tento způsob obrany (předtím se o něm díky malému počtu vojáků spekulovalo) (Matsuura, 2002) Ovšem mnoho druhů tyto strategie různě kombinuje (př. *Macrotermes bellicosus* – viz obrana zprostředkovaná dělníky) (Noirot a Darlington, 2000).

11.1. Poměr vojáků v kolonii

V průběhu evoluce si jednotlivé druhy termitů vypracovaly určitý poměr vojáků v kolonii, který jim vyhovuje. Přebytek vojáků by vedl k významnému oslabení kolonie – díky tomu, že by „spotřebovali“ zbytečně mnoho dělníků, nutných k jejich krmení (Haverty, 1977) Variabilita v podílu vojáků na celkové populaci je značná - od méně než jednoho procenta až po třicet procent a víc. Kromě druhů bez vojáků je jeden z nejnižších podílů vojáků na populaci u rodu *Cephalotermes* – 0,2-0,4 % (Noirot, 1990). Naopak podíly vysoké jsou u rodů s chemickou obranou - *Proterhinotermes*, *Coptotermes*, *Nasutitermes* (Noirot a Darlington, 2000).

Je třeba brát v potaz, že nízký podíl vojáků mají druhy: malé a kryptické, inkvilíni žijící

u jiných termitů a termity obývající „hnízdo pevnost“ (pevné, kompaktní a komplexní) (Deligne et al., 1981; Noirot a Darlington, 2000). Poměr vojáků se také mění sezónně - například při rojení se jejich počet zvyšuje, protože musí chránit výstupy z kolonie (např. *Nasutitermes exitiosus*, Watson a Abbey, 1985), popřípadě *Prorhinotermes canalifrons* (vlastní pozorování). Proporce se také mění v závislosti na podmínkách prostředí (vlhkost, teplota, dostupnost potravy a celková prosperita kolonie), např. u *Coptotermes formosanus* (Waller a La Fage, 1988). Ovšem vojáci jsou jako potravně závislá kasta první, kdož pojdu hladem nebo jsou sežráni dělníky v případě náhlého zhoršení podmínek (Song et al., 2006; Su a La Fage, 1986). Zajímavý je i poměr vojáků vzhledem k jejich pohlaví. U nižších termitů většinou k nějakým odchylkám nedochází (*Cryptotermes*, Muller a Korb, 2008), nicméně u čeledi Termitidae převažují druhy s vojáky jednoho pohlaví. Zdá se, že důvodem je pohlavní dimorfismus velikosti, kde jedno pohlaví (nutně nemusí být větší – viz. *Nasutitermes*) je vhodnější pro roli vojáků. (Bourguignon, 2012)

12. Polymorfismus a polyethismus při obraně kolonie (a sběrných družstev)

Způsob vývoje termitů umožňuje značnou variabilitu možností vzniku vojáka od flexibilních lineárních ontogenezí, kde vojáci vznikají ze všech larev 2. instaru a starších (např. *Prorhinotermes simplex*, Hanus et al., 2006), až po rigidní větvené systémy, kde je může k vojáku vést pouze jedna výlučná ontogenetická cesta (Roisin a Korb, 2011). Polymorfismus vojáků je často spojený s dělbou práce - tedy polyethismem. (Noirot a Darlington, 2000). Kastovní polyethismus u podzemních termitů je prozkoumaný obzvlášť špatně, protože potravu shánějí v kryptických habitatech (Miura a Matsumoto, 1998). Zcela zřejmý je polyethismus vycházející z polymorfismu. U zástupců podčeledí Rhinotermitinae (*Schedorhinotermes*, Watson 1969; *Dolichorhinotermes*, Engel a Krishna 2007), Termitinae (*Pseudacanthotermes*, Connétable et al., 1999; *Macrotermes*, Noirot a Darlington, 2000; Traniello a Leuthold, 2000) a Nasutitermitinae se vyskytují dimorfní vojáci. Malí vojáci jsou vybaveni chemickou zbraní, a jsou součástí sběrných družstev a aktivní obrany hnízda. Velcí vojáci se účastní obrany pouze v případě ohrožení hnízda. Poněkud odlišná je role velkých vojáků u Nasutitermitinae, kde se velcí vojáci účastní obrany pouze jako

šířitelé poplašného signálu (*Nasutitermes exitiosus*, Kriston et al., 1977). Casarin zjistil, že malí dělníci druhu *Heterotermes tenuis* slouží jako průzkumníci pro „sběrná družstva“ (Casarin et al., 2008). Podobná „dělba práce“ probíhá u druhu *Schedorhinotermes lamanianus*, kde malí vojáci „rekrutují“ dělníky a nutí je ke stavbě galerií ke zdroji potravy. Velcí (major) dělníci jsou zodpovědní za obranu jádra kolonie a iniciaci shánění potravy (Traniello a Leuthold, 2000). U druhu *Nasutitermes princeps* různé kasty odpovídají na poplašný feromon rozdílnými způsoby. Zatímco vojáci jsou přitahováni ke zdroji a obíhají ho v relativně širším okolí, než dělníci, kteří jsou přitahováni také. Toto chování vede k tomu, že vojáci mají vyšší pravděpodobnost střetu s nepřítelem a dělníci už znehybněné nepřátele dorazí (rod *Nasutitermes* patří k rodům s výrazně vyvinutou chemickou obanou) – dělníci na zdroj látky reagují s větší přesností. Mladí dělníci na feromon reagují minimálně (Roisin et al., 1990). Druh *Macrotermes bellicosus* má vojáky rozlišené na tři barevné typy, bohuže se přesně nepodařilo určit, jaký rozdíl mezi žlutými, červenými a hnědými vojáky je. Nicméně po disturbancech se jejich proporce v kolonii změní (Konate et al., 2000). Velice zajímavý přehled polyethismu – pracovního i obranného – je zdokumentován u druhu *Hospitalitermes medioflavus*, je totiž podmíněný pohlavím. Tento druh má trimorfní dělníky, z nichž každý typ má při obstarávání potravy svou funkci. Velcí dělníci slouží jako „nosiči“ (carriers, *angl.*) potravy v počátečních fázích obstarávání potravy, zatímco střední přebírají tuto funkci později. Malí dělníci mají funkci „kousačů“ (gnawers, *angl.*). Přitom malí dělníci a vojáci jsou samci a velcí a střední dělníci samice (Miura et al., 1998).

Sběr potravy je často iniciován vojáky, jedná se o zástupce čeledi Rhinotermitidae a podčeledí Nasutitermitinae a Termitinae. U těchto termitů se vojáci kromě obrany a zprostředkování poplachu podílí i na lokalizaci nových zdrojů potravy (průzkumníci). Toto chování bylo zaznamenáno u následujících druhů: *Prorhinotermes inopinatus* (Rupf a Roisin, 2008), *Nasutitermes corniger* (Traniello, 1981), *Schedorhinotermes lamanianus* (Schedel a Kaib, 1987), *Heterotermes tenuis* (Casarin et al., 2008) a *Hospitalitermes medioflavus* (Miura a Matsumoto, 1995). Probíhá to tak, že malá skupina vojáků opouští hnízdo a vyráží „na výzvědy“. V případě, že narazí na zdroj potravy, vyšle zpět do kolonie posly a ti naverbují nejprve další vojáky, aby se zajistila ochrana zdroje potravy a následně dělníky, kteří ho zpracují. Naopak u *Reticulitermes*

santonensis iniciují sběr potravy dělníci (Reinhard et al, 1997).

13. Závěr

Obranných mechanismů termitů je celá řada. Nicméně jednu z nejzásadnějších rolí v ní hraje sterilní, altruistická kasta vojáků. Ta je svými adaptacemi předurčena k obranné roli v kolonii a zároveň jedním z předpokladů, pro eusociální způsob života.

Po seznámení s evolucí a příbuzenskými vztahy termitů si musí člověk uvědomit určité evoluční trendy: i) přechod od kontaktních soubojů velkých vojáků „jeden na jednoho“ ke snaze nepřítelů přechýlit spoustou na dálku bojujících, avšak menších vojáků. ii) snaha přejít od kousání k účinnějším fyzickým útokům – tj. Buď opět součinnost s chemií (vyspělí Rhinotermidi, Nasutiterminae), anebo pomocí luskacích kusadel (Deligne et al., 1981; Šobotník et al., 2010a).

Je s podivem, že i druhy bez vojáků jsou schopné prosperovat, nicméně jejich způsob života a účinné modifikace dělníků jim to umožňují také.

Co se týče pasivních mechanismů obrany, ty jsou pro termity nesmírně důležité.

Bez sofistikovaných hnízd by v konkurenci evolučně vyspělejších predátorů nedosáhli takové prosperity, jaké dnes dosahují.

Poplašnému chování a rozpoznávání jedinců už zhruba rozumíme, bohužel chemismus poplašné reakce by jistě zasloužil zvýšenou pozornost. Sice známe produkty frontálních žláz, ale často neznáme jejich specifickou roli při poplachu.

Co se týče agonismu – reakce vojáků jsou prozkoumány velice solidně, nicméně práci, týkající se mezikastovního agonismu není mnoho.

Vlastní morfologické adaptace vojáků byly shrnuty již Prestwichem v r. 1984,

v současnosti existují určité snahy jeho klasifikaci upravit, či doplnit, nicméně je diskutabilní (Scholtz et al, 2007), jak jsou tyto úpravy schopné upravit základní schéma – mně osobně Scholtzova analýza smysl dává.. Naopak co se týče frontálních žláz, zde je neustále co zkoumat a věda se hýbe neustále dopředu. Ve znalostech se posouváme jak co se týče struktury frontální žlázy, tak i chemického složení její produkce –

na chemické složení produktů frontálních žláz vyšlo review z Journal of Insect Physiology (Šobotník et al. 2010a). Nicméně jsou témata, která stále vědě zůstávají záhadou – osobně by mě například zajímala syntéza (E)-1-nitropentadec-1-enu u rodu *Prorhinotermes*.

Téma jako takové je všeobecně poměrně dobře prozkoumáno, nicméně překážkou pro mne byly (a jsou) články v „exotických“ jazycích.

Vypracováním této práce jsem si učinil základní přehled obranných mechanismů, který se hodí k vypracování mé diplomové práce. Ta by se měla týkat polyethismu u termitů – zejména pak mladých vojáků druhu *Prorhinotermes simplex*.

Seznam literatury:

- Abe T: Evolution of life types in termites. Evolution and coadaptation in biotic communities 1987:125-148.
- Adams ES: Nest-mate recognition based on heritable odors in the termite *Microcerotermes arboreus*. Proceedings of the National Academy of Sciences 1991, 88(5):2031-2034.
- Ahmad M: The soldierless termite genera of the Oriental region, with a note on their phylogeny (Isoptera: Termitidae). Pakistan Journal of Zoology 1976, 8:105-123.
- Bandi C, Sacchi L: Intracellular symbiosis in termites. Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology 2000:261-273.
- Bell WJ, Roth LM, Nalepa CA: Cockroaches: ecology, behavior, and natural history: Johns Hopkins University Press; 2007.
- Billen J, Joye L, Leuthold RH: Fine structure of the labial gland in *Macrotermes bellicosus* (Isoptera, Termitidae). Acta zoologica 1989, 70(1):37-45.
- Bordereau C, Robert A, Van Tuyen V, Peppuy A: Suicidal defensive behaviour by frontal gland dehiscence in *Globitermes sulphureus* Haviland soldiers (Isoptera). Insectes Sociaux 1997, 44(3):289-297.
- Bordy EM, Bumby AJ, Catuneanu O, Eriksson PG: Advanced early Jurassic termite (Insecta: Isoptera) nests: evidence from the Clarens Formation in the Tuli Basin, southern Africa. Palaios 2004, 19(1):68-78.
- Bordy E, Bumby AJ, Catuneanu O, Eriksson PG: Possible trace fossils of putative termite origin in the Lower Jurassic (Karoo Supergroup) of South Africa and Lesotho. South African Journal of Science 2009, 105(9-10):356-362.
- Bourguignon T, Hayashi Y, Miura T: Skewed soldier sex ratio in termites: testing the size-threshold hypothesis. Insectes sociaux 2012, 59(4):557-563.
- Bourguignon T, Roisin Y: Revision of the termite family Rhinotermitidae (Isoptera) in New Guinea. ZooKeys 2011(148):55.
- Bourguignon T, Scheffrahn RH, Křeček J, Nagy ZT, Sonet G, Roisin Y: Towards a revision of the Neotropical soldierless termites (Isoptera: Termitidae): redescription of the genus *Anoplotermes* and description of *Longustitermes*, gen. nov. Invertebrate systematics 2010, 24(4):357-370.
- Buschini M.L.T., Leonardo A.M.C.: Agonistic Behavior of *Nasutitermes* sp. (Isoptera: Termitidae). Sociobiology 2001, 38(3):399-406.
- Cancellato EM, DeSouza O: A new species of *Glossotermes* (Isoptera): reappraisal of

- the generic status with transfer from the Rhinotermitidae to the Serritermitidae. *Sociobiology* 2005, 45(1):31-52.
- Casarin FE, Costa-Leonardo AM, Arab A: Soldiers initiate foraging activities in the subterranean termite, *Heterotermes tenuis*. *Journal of Insect Science* 2008, 8.
 - Clément J-L: Open and closed societies in *Reticulitermes* termites (Isoptera, Rhinotermitidae): geographic and seasonal variations. *Sociobiology* 1986, 11(3):311-323.
 - Coaton W: Five New Termite Genera from South West Africa (Isoptera: Termitidae); 1971.
 - Connetable S, Robert A, Bouffault F, Bordereau C: Vibratory alarm signals in two sympatric higher termite species: *Pseudacanthotermes spiniger* and *P. militaris* (Termitidae, Macrotermitinae). *Journal of insect behavior* 1999, 12(3):329-342.
 - Constantino R: Description of a new *Planicapritermes* from central Amazonia, with notes on the morphology of the digestive tube of the *Neocapritermes-Planicapritermes* group (Isoptera: Termitidae: Termitinae). [Erratum: 1999, v. 33 (2), p. 144.]. *Sociobiology* 1998, 32.
 - Cooper C, Withers P: Termite digestibility and water and energy contents determine the water economy index of numbats (*Myrmecobius fasciatus*) and other myrmecophages. *Physiological and Biochemical Zoology* 2004, 77(4):641-650.
 - Costa-Leonardo A: The frontal weapon of the termite soldier *Serritermes serrifer* (Isoptera, Serritermitidae). *Ciência e cultura* 1998, 50(1):65-67.
 - Costa-Leonardo A, Kitayama K: Frontal gland dehiscence in the Brazilian termite *Serritermes serrifer* (Isoptera: Serritermitidae). *Sociobiology* 1991, 19(2):33-338.
 - Darlington J: Attacks by doryline ants and termite nest defences (Hymenoptera; Formicidae; Isoptera; Termitidae). *Sociobiology* 1985, 11.
 - Deitz LL, Nalepa C, Klass K-D: Phylogeny of the Dictyoptera re-examined (Insecta). *Entomologische Abhandlungen* 2003, 61(1):69-91.
 - Dejean A, Faneron R: Predatory behaviour in the ponerine ant, *Centromyrmex bequaerti*: a case of termitolesty. *Behavioural Processes* 1999, 47:125-133.
 - Deligne J: The enemy and defense mechanism of termites. *Social insects* 1981, 2:1-76.
 - Deligne J, Pasteels J: Nest structure and soldier defence: an integrated strategy in termites. *The Biology of Social Insects* (Breed MD, Michener CD and Evans HE, Eds), Westview Press, Boulder 1982:288-289.
 - Dhanarajan G: Cannibalism and necrophagy in a subterranean termite (*Reticulitermes lucifugus* var. *santonensis*). *The Malayan Nature Journal* 1978, 31:237-251.
 - Donovan S, Eggleton P, Bignell D: Gut content analysis and a new feeding group classification of termites. *Ecological Entomology* 2001, 26(4):356-366.
 - Eggleton P: Global patterns of termite diversity. *Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology* 2000, 2000:25-51.
 - Eggleton P: An introduction to termites: biology, taxonomy and functional morphology. In: *Biology of termites: a modern synthesis*. Springer; 2011: 1-26.
 - Eisner T, Kriston I, Aneshansley DJ: Defensive behavior of a termite (*Nasutitermes exitiosus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 1976, 1(1):83-125.
 - Emerson AE, Krishna K: The termite family Serritermitidae (Isoptera). *American Museum novitates*; no. 2570. 1975.
 - Engel MS, Grimaldi DA, Krishna K: Termites (Isoptera): their phylogeny,

- classification, and rise to ecological dominance. *American Museum Novitates* 2009:1-27.
- Engel MS, Krishna K: Family-group names for termites (Isoptera). *American Museum Novitates* 2004:1-9.
 - Engel MS, Krishna K: New Dolichorhinotermes from Ecuador and in Mexican amber (Isoptera: Rhinotermitidae). *American Museum Novitates* 2007:1-8.
 - Evans DA, Baker R, Howse PE: The chemical ecology of termite defence behaviour. *Chemical Ecology: Odour Communication in Animals: Scientific Aspects, Practical Uses and Economic Prospects Proceedings of the Advanced Research Institute on Chemical Ecology: Odour Communication in Animals Elsevier/North Holland Biomedical Press, Amsterdam* 1979:213-224.
 - Fujita A, Miura T, Matsumoto T: Differences in cellulose digestive systems among castes in two termite lineages. *Physiological Entomology* 2008, 33(1):73-82.
 - Fuller CA: Fungistatic activity of freshly killed termite, *Nasutitermes acajutlae*, soldiers in the Caribbean. *Journal of Insect Science* 2007, 7.
 - Fuller CA, Jeyasingh PD, Harris LW: Lack of agonism in an insular Caribbean termite, *Nasutitermes acajutlae*. *Journal of insect behavior* 2004, 17(4):523-532.
 - Goodall J: Feeding behaviour of wild chimpanzees: a preliminary report. In: *Symp Zool Soc Lond*: 1963. 39-48.
 - Griffiths M, Greenslade PJM, Miller L, Kerle JA: The diet of the spiny anteater *Tachyglossus aculeatus* acanthion in tropical habitats in the Northern Territory. *Beagle* 1990, 7(1):79-90.
 - Hanus R, Šobotník J, Cizek L: Egg care by termite soldiers. *Insectes sociaux* 2005, 52(4):357-359.
 - Hanus R, Šobotník J, Valterová I, Lukáš J: The ontogeny of soldiers in *Prorhinotermes simplex* (Isoptera, Rhinotermitidae). *Insectes sociaux* 2006, 53(3):249-257.
 - Haverty MI: The proportion of soldiers in termite colonies: a list and a bibliography (Isoptera). *Sociobiology* 1977, 2(3):199-216
 - Haverty M, Howard R: Production of soldiers and maintenance of soldier proportions by laboratory experimental groups of *Reticulitermes flavipes* (Kollar) and *Reticulitermes virginicus* (Banks) (Isoptera: Rhinotermitidae). *Insectes Sociaux* 1981, 28(1):32-39.
 - Haverty MI, Thorne BL: Agonistic behavior correlated with hydrocarbon phenotypes in dampwood termites, *Zootermopsis* (Isoptera: Termopsidae). *Journal of insect behavior* 1989, 2(4):523-543.
 - Hölldobler B, Wilson EO: *The ants*: Belknap Press; 1990.
 - Howard RW, Blomquist GJ: Ecological, behavioral, and biochemical aspects of insect hydrocarbons*. *Annu Rev Entomol* 2005, 50:371-393.
 - Howse P: The significance of the sound produced by the termite *Zootermopsis angusticollis* (Hagen). *Animal Behaviour* 1964, 12(2):284-IN288.
 - Howse P: On the significance of certain oscillatory movements of termites. *Insectes sociaux* 1965, 12(4):335-345.
 - Hrdý I, Kuldová J, Hanus R, Wimmer Z: Juvenile hormone III, hydroprene and a juvenogen as soldier caste differentiation regulators in three *Reticulitermes* species: potential of juvenile hormone analogues in termite control. *Pest management science* 2006, 62(9):848-854.

- Inward D, Beccaloni G, Eggleton P: Death of an order: a comprehensive molecular phylogenetic study confirms that termites are eusocial cockroaches. *Biology Letters* 2007, 3(3):331-335.
- Ishikawa Y, Miura T: Hidden aggression in termite workers: plastic defensive behaviour dependent upon social context. *Animal Behaviour* 2012, 83(3):737-745.
- Jones R: Expansion of the nest of *Nasutitermes costalis*. *Insectes Sociaux* 1979, 26(4):322-342.
- Jones R: Gallery construction by *Nasutitermes Costalis*: Polyethism and the behavior of individuals. *Insectes Sociaux* 1980, 27(1):5-28.
- Kaib M, Jmhasly P, Wilfert L, Durka W, Franke S, Francke W, Leuthold RH, Brandl R: Cuticular hydrocarbons and aggression in the termite *Macrotermes subhyalinus*. *Journal of Chemical Ecology* 2004, 30(2):365-385.
- Kirchner WH, Broecker I, TAUTZ J: Vibrational alarm communication in the damp - wood termite *Zootermopsis nevadensis*. *Physiological entomology* 1994, 19(3):187-190.
- Konate S, Leuthold R, Hari M, Veivers P: Colour variation and polyethism of the soldier caste in the termite *Macrotermes bellicosus*. *Entomologia experimentalis et applicata* 2000, 94(1):51-55.
- Korb J: Workers of a drywood termite do not work. *Front Zool* 2007, 4(7).
- Korb J: The ecology of social evolution in termites. In: *Ecology of social evolution*. Springer; 2008: 151-174.
- Korb J, Aanen DK: The evolution of uniparental transmission of fungal symbionts in fungus-growing termites (Macrotermitinae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 2003, 53(2):65-71.
- Kriston I, Watson J, Eisner T: Non-combative behaviour of large soldiers of *Nasutitermes exitiosus* (Hill): An analytical study. *Insectes Sociaux* 1977, 24(1):103-111.
- Lelis A, Everaerts C: Effects of juvenile hormone analogues upon soldier differentiation in the termite *Reticulitermes santonensis* (Rhinotermitidae, Heterotermitinae). *Journal of morphology* 1993, 217(2):239-261.
- Lemaire M, Clément J-LA, Lange C, Lefebvre J: Chemical mimicry of *Hypoconera eduardi*, predatory ant of European termites. In: *Chemistry and biology of social insects*. Edited by H. EJaR. Munich: Verlag J. Peperny; 1987: 413.
- Lepage M: Predation on the termite *Macrotermes michaelsoni* reproductives and post settlement survival in the field (Isoptera: Macrotermitinae). *Sociobiology* 1991, 18(2):153-166.
- Lo N, Engel MS, Cameron S, Nalepa CA, Tokuda G, Grimaldi D, Kitade O, Krishna K, Klass K-D, Maekawa K: Save Isoptera: A comment on Inward et al. *Biology letters* 2007, 3(5):562-563.
- Lubin YD, Montgomery GG: Defenses of *Nasutitermes* termites (Isoptera, Termitidae) against *Tamandua anteaters* (Edentata, Myrmecophagidae). *Biotropica* 1981:66-76.
- Maistrello L, Sbrenna G: Frequency of some behavioural patterns in colonies of *Kaloterms flavicollis* (Isoptera Kalotermitidae): the importance of social interactions and vibratory movements as mechanisms for social integration. *Ethology Ecology & Evolution* 1996, 8(4):365-375.
- Maschwitz U, Jander R, Burkhardt D: Wehrsubstanzen und Wehrverhalten der Termiten

- Macrotermes carbonarius*. *Insect Physiol* 1972, 18:1715-1720.
- Matsuura K: Colony-level stabilization of soldier head width for head-plug defense in the termite *Reticulitermes speratus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 2002, 51(2):172-179.
 - Matsuura K, Nishida T: Colony fusion in a termite: What makes the society "open"? *Insectes sociaux* 2001, 48(4):378-383.
 - McMahan EA: Mound repair and foraging polyethism in workers of *Nasutitermes exitiosus* (Hill) (Isoptera: Termitidae). *Insectes sociaux* 1977, 24(2):225-232.
 - Mill A: Foraging and defensive behaviour in neotropical termites. University of Southampton; 1982.
 - Mill A: Exploding termites—an unusual defensive behaviour. *Entomol Mon Mag* 1984, 120:179-183.
 - Miller L: *Invasitermes*, a new genus of soldierless termites from northern Australia (Isoptera: Termitidae). *Australian Journal of Entomology* 1984, 23(1):33-37.
 - Miura T, Matsumoto T: Worker polymorphism and division of labor in the foraging behavior of the black marching termite *Hospitalitermes medioflavus*, on Borneo Island. *Naturwissenschaften* 1995, 82(12):564-567.
 - Miura T, Matsumoto T: Open-air litter foraging in the nasute termite *Longipeditermes longipes* (Isoptera: Termitidae). *Journal of insect behavior* 1998, 11(2):179-189.
 - Miura T, Roisin Y, Matsumoto T: Developmental pathways and polyethism of neuter castes in the processional nasute termite *Hospitalitermes medioflavus* (Isoptera: Termitidae). *Zoological science* 1998, 15(6):843-848.
 - Moore B: Studies on the chemical composition and function of the cephalic gland secretion in Australian termites. *Journal of Insect Physiology* 1968, 14(1):33-39.
 - Muller H, Korb J: Male or female soldiers? An evaluation of several factors which may influence soldier sex ratio in lower termites. *Insectes sociaux* 2008, 55(3):213-219.
 - Nalepa C, Lenz M: The ootheca of *Mastotermes darwiniensis* Froggatt (Isoptera: Mastotermitidae): homology with cockroach oothecae. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 2000, 267(1454):1809-1813.
 - Nel J: Aggressive behaviour of the harvester termites *Hodotermes mossambicus* (Hagen) and *Trinervitermes trinervoides* (Sjöstedt). *Insectes sociaux* 1968, 15(2):145-156.
 - Nobre T, Eggleton P, Aanen D: Vertical transmission as the key to the colonization of Madagascar by fungus-growing termites? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 2010, 277(1680):359-365.
 - Noirot C: Glands and Secretions. *Biology of termites* 1969:89.
 - Noirot C: Evolution of polymorphism in Isoptera: developmental and behavioural constraints. In: *Social insects and the environment: proceedings of the 11th International Congress of IUSSI, 1990: International Union for the Study of Social Insects: 1990*. Oxford & IBH Pub. Co.: 333.
 - Noirot C, Darlington J: Termite nests: architecture, regulation and defence. *Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology* 2000, 2:121-139.
 - Noirot C, Quennedey A: Fine structure of insect epidermal glands. *Annual Review of Entomology* 1974, 19(1):61-80.
 - Ohkuma M, Brune A: Diversity, structure, and evolution of the termite gut microbial community. In: *Biology of termites: A modern synthesis*. Springer; 2011: 413-438.

- Okot-Kotber B: Instars and polymorphism of castes in *Macrotermes michaelsoni* (Isoptera, Macrotermitinae). *Insectes Sociaux* 1981, 28(3):233-246.
- Pajni H, Arora C: Polymorphism and polyethism in *Coptotermes heimi* (Wasmann) (Rhinotermitidae: Isoptera). In: *Social insects and the environment: proceedings of the 11th International Congress of IUSI*, 1990: International Union for the Study of Social Insects: 1990. Oxford & IBH Pub. Co.: 337.
- Pearce MJ: *Termites: biology and pest management*: Cab International; 1997.
- Piskorski R, Hanus R, Kalinová B, Valterová I, Křeček J, Bourguignon T, Roisin Y, Šobotník J: Temporal and geographic variations in the morphology and chemical composition of the frontal gland in imagoes of *Prorhinotermes* species (Isoptera: Rhinotermitidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 2009, 98(2):384-392.
- Piskorski R, Hanus R, Vašíčková S, Cvačka J, Šobotník J, Svatoš A, Valterová I: Nitroalkenes and sesquiterpene hydrocarbons from the frontal gland of three *Prorhinotermes* termite species. *Journal of chemical ecology* 2007, 33(9):1787-1794.
- Plasman V, Daloze D, Braekman J-C, Connétable S, Robert A, Bordereau C: New macrolactones from the defensive salivary secretion of soldiers of the african termite *Pseudacanthotermes spiniger*. *Tetrahedron letters* 1999, 40(52):9229-9232.
- Prestwich GD: Chemical defense by termite soldiers. *Journal of Chemical Ecology* 1979, 5(3):459-480.
- Prestwich GD: Evolution of chemical defenses in termites. *Proceedings of the International Symposium on Social Insects in the Tropics* 1982, 1:85-95.
- Prestwich G: Defense mechanisms of termites. *Annual Review of Entomology* 1984, 29(1):201-232.
- Prestwich GD, Collins MS: Chemical defense secretions of the termite soldiers of *Acorhinotermes* and *Rhinotermes* (Isoptera, Rhinotermitinae). *Journal of Chemical Ecology* 1982, 8(1):147-161.
- Quennedey A: Morphology and ultrastructure of termite defense glands. *Defensive mechanisms in social insects* 1984:151-200.
- Redford KH, Dorea JG: The nutritional value of invertebrates with emphasis on ants and termites as food for mammals. *Journal of Zoology* 1984, 203(3):385-395.
- Reinhard J, Hertel H, Kaib M: Systematic search for food in the subterranean termite *Reticulitermes santonensis* De Feytaud (Isoptera, Rhinotermitidae). *Insectes sociaux* 1997, 44(2):147-158.
- Reinhard J, Lacey MJ, Ibarra F, Schroeder FC, Kaib M, Lenz M: Hydroquinone: a general phagostimulating pheromone in termites. *Journal of chemical ecology* 2002, 28(1):1-14.
- Roisin Y, Everaerts C, Pasteels J, Bonnard O: Caste-dependent reactions to soldier defensive secretion and chiral alarm/recruitment pheromone in *Nasutitermes princeps*. *Journal of chemical ecology* 1990, 16(10):2865-2875.
- Roisin Y, Korb J: Social organisation and the status of workers in termites. In: *Biology of termites: a modern synthesis*. Springer; 2011: 133-164.
- Rosengaus R, Traniello J: Pathology and Disease Transmission in Dampwood Termites [*Zootermopsis angusticollis* (Isoptera: Termopsidae)] Infected with the Fungus *Metarhizium anisopliae* (Deuteromycotina: Hypomycetes). *Sociobiology* 1997, 30:185-196.
- Rosengaus RB, Lefebvre ML, Traniello JF: Inhibition of fungal spore germination by *Nasutitermes*: evidence for a possible antiseptic role of soldier defensive secretions.

Journal of Chemical Ecology 2000, 26(1):21-39.

- Ruiz AL, i Delclòs XM: Meiaternes: nuevo género fósil de insecto isóptero (Hodotermitidae) de las calizas neocomienses del Montsec (Provincia de Lérida, España): Institut d'Estudis Ilerdencs; 1986.
- Rumpf T, Roisin Y: Coming out of the woods: do termites need a specialized worker caste to search for new food sources? *Naturwissenschaften* 2008, 95(9):811-819.
- Sands W: Agonistic behavior of African soldierless Apicotermitinae (Isoptera: Termitidae)[*Allyscotermes kilimandjaricus*; Kenya]. *Sociobiology* 1982, 7.
- Seid MA, Scheffrahn RH, Niven JE: The rapid mandible strike of a termite soldier. *Current Biology* 2008, 18(22):R1049-R1050.
- Sennepin A: Carnivory among termites: from cannibalism to predation. *Actes des Colloques Insectes Sociaux* 1998, 11:9-17.
- Shellman-Reeve JS: The spectrum of eusociality in termites. The evolution of social behavior in insects and arachnids 1997:52-93.
- Sheppe W: Invertebrate predation on termites of the African savanna. *Insectes Sociaux* 1970, 17(3):205-218.
- Schedel A, Kaib M: Polyethism during foraging in *Schedorhinotermes lamanianus* in unprotected areas: The role of exocrine glands. *Chemistry and Biology of Social Insects* 1987:416.
- Scholtz OI, Macleod N, Eggleton P: Termite soldier defence strategies: a reassessment of Prestwich's classification and an examination of the evolution of defence morphology using extended eigenshape analyses of head morphology. *Zoological Journal of the Linnean Society* 2008, 153(4):631-650.
- Sillam-Dussès D, Krasulová J, Vrkoslav V, Pytelková J, Cvačka J, Kutalová K, Bourguignon T, Miura T, Šobotník J: Comparative Study of the Labial Gland Secretion in Termites (Isoptera). *PloS one* 2012, 7(10):e46431.
- Song D, Hu XP, Su N-Y: Survivorship, cannibalism, body weight loss, necrophagy, and entombment in laboratory groups of the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus* under starvation (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology* 2006, 47(1):27-39.
- Spanton S, Prestwich G: Chemical self-defense by termite workers: prevention of autotoxication in two rhinotermitids. *Science* 1981, 214(4527):1363-1365.
- Stuart A: Studies on the communication of alarm in the termite *Zootermopsis nevadensis* (Hagen), Isoptera. *Physiological Zoology* 1963, 36(1):85-96.
- Su N-Y, Haverty MI: Agonistic behavior among colonies of the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki (Isoptera: Rhinotermitidae), from Florida and Hawaii: Lack of correlation with cuticular hydrocarbon composition. *Journal of insect behavior* 1991, 4(1):115-128.
- Su N-Y, La Fage JP: Effects of starvation on survival and maintenance of soldier proportion in laboratory groups of the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Annals of the Entomological Society of America* 1986, 79(2):312-316.
- Šobotník J, Bourguignon T, Hanus R, Demianová Z, Pytelková J, Mareš M, Foltynová P, Preisler J, Cvačka J, Krasulová J: Explosive backpacks in old termite workers. *Science* 2012, 337(6093):436-436.
- Šobotník J, Bourguignon T, Hanus R, Sillam-Dussès D, Pfliegerová J, Weyda F, Kutalová K, Vytisková B, Roisin Y: Not only soldiers have weapons: evolution of the

- frontal gland in imagoes of the termite families Rhinotermitidae and Serritermitidae. PLoS one 2010c, 5(12):e15761.
- Šobotník J, Bourguignon T, Hanus R, Weyda F, Roisin Y: Structure and function of defensive glands in soldiers of *Glossotermes oculatus* (Isoptera: Serritermitidae). Biological Journal of the Linnean Society 2010b, 99(4):839-848.
 - Šobotník J, Hanus R, Kalinová B, Piskorski R, Cvačka J, Bourguignon T, Roisin Y: (E, E)- α -Farnesene, an Alarm Pheromone of the Termite *Prorhinotermes canalifrons*. Journal of chemical ecology 2008a, 34(4):478-486.
 - Šobotník J, Hanus R, Roisin Y: Agonistic behavior of the termite *Prorhinotermes canalifrons* (Isoptera: Rhinotermitidae). Journal of insect behavior 2008b, 21(6): 521-534.
 - Šobotník J, Jirošová A, Hanus R: Chemical warfare in termites. Journal of Insect Physiology 2010a, 56(9):1012-1021.
 - Šobotník J, Sillam-Dussès D, Weyda F, Dejean A, Roisin Y, Hanus R, Bourguignon T: The frontal gland in workers of Neotropical soldierless termites. Naturwissenschaften 2010d, 97(5):495-503.
 - Šobotník J, Weyda F: Ultrastructural ontogeny of the labial gland apparatus in termite *Prorhinotermes simplex* (Isoptera, Rhinotermitidae). Arthropod structure & development 2003, 31(4):255-270.
 - Šobotník J, Weyda F, Hanus R, Kyjaková P, Doubek J: Ultrastructure of the frontal gland in *Prorhinotermes simplex* (Isoptera: Rhinotermitidae) and quantity of the defensive substance. European Journal of Entomology 2004, 101(1):153-164.
 - Takahashi S, Gassa A: Roles of cuticular hydrocarbons in intra-and interspecific recognition behavior of two Rhinotermitidae species. Journal of chemical ecology 1995, 21(11):1837-1845.
 - Thorne BL: Termite-termite interactions: workers as an agonistic caste. Psyche 1982, 89(1-2):133-150.
 - Thorne B: Termite terminology. Sociobiology 1996, 28:253-264.
 - Thorne B, Haverty M: A review of intracolony, intraspecific, and interspecific agonism in termites. Notes 1991.
 - Thorne BL, Breisch NL, Muscedere ML: Evolution of eusociality and the soldier caste in termites: influence of intraspecific competition and accelerated inheritance. Proceedings of the National Academy of Sciences 2003, 100(22):12808-12813.
 - Tokuda G, Saito H, Watanabe H: A digestive β -glucosidase from the salivary glands of the termite, *Neotermes koshunensis* (Shiraki): distribution, characterization and isolation of its precursor cDNA by 5'-and 3'-RACE amplifications with degenerate primers. Insect biochemistry and molecular biology 2002, 32(12):1681-1689.
 - Traniello JF: Enemy deterrence in the recruitment strategy of a termite: soldier-organized foraging in *Nasutitermes costalis*. Proceedings of the National Academy of Sciences 1981, 78(3):1976-1979.
 - Traniello JF, Leuthold RH: Behavior and ecology of foraging in termites. Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology 2000:141-168.
 - Waller D, La Fage J: Nutritional ecology of termites. Nutritional Ecology of Insects, Mites, Spiders, and Related Invertebrates New York, John Wiley 1987:487-532.
 - Waller D, La Fage J: Environmental influence on soldier differentiation in *Coptotermes formosanus* Shiraki (Rhinotermitidae). Insectes sociaux 1988,

35(2):144-152.

- Waller D, La Fage J: Environmental influence on soldier differentiation in *Coptotermes formosanus* Shiraki (Rhinotermitidae). *Insectes sociaux* 1988, 35(2):144-152.
- Waller DA, Face J: Unpalatability as a passive defense of *Coptotermes formosanus* Shiraki soldiers against ant predation. *Journal of Applied Entomology* 1987, 103(1 - 5):148-153.
- Ware JL, Grimaldi DA, Engel MS: The effects of fossil placement and calibration on divergence times and rates: an example from the termites (Insecta: Isoptera). *Arthropod Structure & Development* 2010, 39(2):204-219.
- Watson J: *Schedorhinotermes derosus*, a harvester termite in northern Australia (Isoptera: Rhinotermitidae). *Insectes Sociaux* 1969, 16(3):173-178.
- Watson J, Abbey H: Seasonal cycles in *Nasutitermes exitiosus* (Hill) (Isoptera: Termitidae). I. Caste development. *Sociobiology* 1985, 10(1):73-92.
- Watson J, McMahan EA: Polyethism in the Australian harvester termite *Drepanotermes* (Isoptera, Termitinae). *Insectes Sociaux* 1978, 25(1):53-62.
- Watson J, McMahan EA: Polyethism in the Australian harvester termite *Drepanotermes* (Isoptera, Termitinae). *Insectes Sociaux* 1978, 25(1):53-62.
- Williams RMC: The ecology and physiology of structural wood destroying Isoptera. *MaterOrg* 1976, 12(2):112-140.
- Wood WF, Truckenbrodt W, Meinwald J: Chemistry of the defensive secretion from the African termite *Odontotermes badius*. *Annals of the Entomological Society of America* 1975, 68(2):359-360.